

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 591.551+597.55+57.184

Выбор партнера по размножению и размерная ассортативность спаривания у рыбы-ползуна
Anabas testudineus (Actinopteri: Anabantidae)Д.Д. Зворыкин 

Лаборатория поведения низших позвоночных, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова,
Российская академия наук, Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33
e-mail: d.zworykin@gmail.com

Неслучайный выбор партнера по размножению играет важную роль как в процессах видообразования, так и в жизненной стратегии конкретной особи. Один из ключевых критериев выбора – размер тела. У рыб известны различные типы размерной избирательности партнеров, однако исследован этот компонент репродуктивной стратегии только у небольшого числа видов. Несмотря на широкое распространение и известность рыбы-ползуна (*Anabas testudineus*), опубликовано лишь несколько описаний его нереста, причем только в неволе и в большинстве случаев – искусственно стимулированного с помощью гормональных препаратов. В данной работе описаны основные особенности естественного нереста ползуна в аквариумных условиях в сравнении с индуцированным нерестом. Выявлена положительная размерная ассортативность при первоначальном выборе самкой анабаса партнера по размножению, а также показано, что брачная система этих рыб характеризуется пластичностью, варьируя от предположительной моногамии до полигамии. Полученные результаты обсуждаются в контексте общей проблемы адекватности методов исследования поведения рыб.

Ключевые слова: рыба-ползун, *Anabas testudineus*, выбор партнера по размножению, ассортативность спаривания, размерные предпочтения, естественный нерест

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-2022-77-4-224-230

У многих животных выбор партнера по размножению осуществляется неслучайным образом, на основе тех или иных предпочтений [1]. Выделяют различные типы неслучайного спаривания, среди которых одним из важнейших является ассортативное спаривание, понимаемое как корреляция между фенотипическими признаками самцов и самок в размножающихся парах [2, 3]. При положительной ассортативности формируются пары, максимально сходные по определенным чертам фенотипа, а при отрицательной – максимально различающиеся. Второй широко распространенный паттерн неслучайного выбора партнера основан на предпочтении наличия и выраженности какого-либо признака [4, 5]. Такой признак не всегда непосредственно влияет на повышение приспособленности, но может выполнять сигнальную функцию [6].

Все формы неслучайного спаривания играют важную роль как в процессах видообразования, так и в жизненной стратегии конкретной особи [7, 8]. Один из ключевых критериев выбора партнера – это размер тела [9, 10]. Если при положительной ассортативности мелкие особи предпочитают мелких потенциальных партнеров, а круп-

ные крупных, то в случае предпочтения признака животные любого размера будут стремиться образовывать пару с наиболее крупным индивидуумом противоположного пола. Предполагается, что при наличии выбора и при отсутствии ограничений животное предпочитает крупного партнера, поскольку размер тела коррелирует с приспособленностью. Однако соразмерность также имеет ряд плюсов и потенциальных преимуществ, влияющих на выбор [11, 12].

У рыб известны оба типа выбора партнера по нересту [13, 14], но у многих видов они остаются неизученными. Один из таких видов – анабас, или рыба-ползун (*Anabas testudineus*). Анабасы широко распространены в пресных водах Южной и Юго-Восточной Азии и являются популярным объектом рыбоводства, однако их нерест в неволе описан лишь в нескольких публикациях [15–18], а в природе не описан вовсе. Известно, что ползуны нерестятся парами, при этом во время нереста может происходить смена партнеров. Информация о том, как формируются пары, в литературе отсутствует.

Адекватность подходов к изучению репродуктивного поведения рыб является отдельной про-

блемой [19, 20]. Одно из наиболее говорящих названий дали своей статье Катарина Поука и Килам Браун – «Рыбы, как задавать им правильные вопросы?» [21]. С нашим исследованием связаны две важные методические проблемы. Во-первых, почти во всех работах описан искусственный нерест анабаса, стимулированный с помощью гормональных препаратов. Однако известно, что репродуктивное поведение искусственно стимулированных рыб и рыб, отнерестившихся естественным образом, может существенно различаться. Например, в нормальных условиях размножения оба родителя полосатого змееголова *Channa striata* проявляют родительскую заботу [22], но после искусственного нереста самка может не участвовать в заботе о потомстве [23] либо родительское поведение исчезает у обоих партнеров [24]. Для размножения анабаса в аквариуме без использования гормональных инъекций действительно необходимы время на подготовку и достаточная квалификация исследователя. Тем не менее даже опытным аквариумистам любителям данная задача не представляется невыполнимой, и в аквариумной литературе естественный нерест этих рыб неоднократно описан [25, 26].

Вторая проблема связана с методом изучения выбора партнера по размножению, поскольку дизайн эксперимента и интерпретация результатов во многом определяют выводы [27, 28]. Прежде всего, важно отличать предпочтения от конечного выбора [1, 28]. В тесте рыба может демонстрировать предпочтения по отношению к потенциальному партнеру, но в итоге размножиться с другим индивидуумом [29]. Это происходит в том числе из-за того, что окончательный выбор часто складывается в несколько этапов [30] и определяется комплексом предпочтений, лишь некоторые из которых выявляются тестами. Кроме того, на выбор влияют взаимность, внутривидовая конкуренция и совокупность внешних факторов, что тоже часто не учитывается тестами [31].

В связи с этим мы отказались от использования в своей работе Y-образных лабиринтов и аналогичных экспериментальных установок, в которых фактически исследуется не выбор, а лишь предпочтение [32, 33]. Еще одним аргументом против такого тестирования были результаты нашей работы, в которой мы показали, что одиночное содержание искажает поведение анабасов, ведущих в природе групповой образ жизни [34]. По тем же причинам мы отказались от дизайна эксперимента, предполагающего безальтернативные представления потенциального партнера [27].

Альтернативная методика предполагает наблюдение за группой животных, из которых естественным образом формируются пары. Выбор считается состоявшимся, если пара размножилась. При этом возникает очевидная необходимость различать наблюдаемых особей между со-

бой. Наиболее простым способом обеспечения таких различий является мечение. Однако у мечения есть свои недостатки, главный из которых заключается в том, что сама эта процедура, равно как и последующее существование с метками, может влиять на поведение рыб, особенно небольших [19, 35]. Современные методы мечения позволяют лишь частично решить эту проблему [36]. Выбранный нами подход к индивидуальной идентификации особей описан в разделе «Материалы и методы».

Целью данной работы были анализ роли размера тела в выборе партнера по размножению у рыбы-ползуна во время естественного нереста, а также исследование роли субординантного самца и краткое сравнение естественного нереста с искусственно индуцированным.

Материалы и методы

Основные условия наблюдений. Наблюдения выполнены на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Вьетнам, г. Нячанг). Использовали аквариумы полезным объемом 200 л (109 × 58 × 35 см). Все аквариумы содержали укрытия, представляющие собой согнутые в виде двускатной крыши куски пластика около 20 см в длину. Днем аквариумы освещались рассеянным естественным светом, ночью использовали искусственное освещение, минимально достаточное для визуальных наблюдений. Температура воды большую часть времени поддерживалась на уровне 26–31°C, однако для стимуляции нереста периодически опускалась до 22–24°C (см. ниже).

Животные. Использованные в работе ползуны относятся к популяциям рек Кай и Зинь (Вьетнам, провинция Кханьхоа). Рыб ловили сетями, после чего осуществляли карантин, акклимацию и подготовку к нересту. В общей сложности исследовано поведение ползунов в 17 нерестовых группах, каждая из которых состояла из одной самки и двух самцов. Измерение стандартной длины тела рыб (Standard length, SL, мм) проводили после окончания нереста. Поскольку икра анабаса обладает положительной плавучестью и всплывает на поверхность [37], для подсчета общего количества выметанной икры достаточно было подсчитать ее количество на единицу площади (25 см²) поверхности аквариума в нескольких местах и соотнести с общей площадью.

Подготовка к нересту. Подготовку к нересту осуществляли обычными аквариумными методами, подробно описанными в литературе [38, 39]. Основная идея заключается в имитации изменений среды, происходящих в период нереста. Технически процедура заключалась в манипуляции параметрами содержания рыб, включая режим кормления и состав корма, режим подмены воды,

уровень, температуру, скорость течения и пр. Для этих целей использовали стандартное аквариумное оборудование и технику, сухие и живые корма. Точное описание универсального протокола невозможно, поскольку фактически процедура сводилась к перебору потенциально значимых факторов, любой из которых мог оказаться решающим. Как правило, после 3–4 нед. акклимации при 26–31°C без подмены воды, без аэрации и фильтрации производили замену сразу 50% объема, временно снижали температуру до 22–24°C и включали насосы, обеспечивающие аэрацию и течение воды. Начиная с этого же дня, рыб переводили на интенсивное кормление живыми кормами взамен сухих. В некоторых случаях этих действий оказывалось достаточно для начала нереста. В других приходилось еще несколько раз манипулировать различными параметрами.

Формирование нерестовых групп и идентификация особей. Первоначально в аквариум сажали группу из 16–20 ползунов. Поскольку половой диморфизм у этих рыб выражен слабо, соотношение полов было произвольным. После описанной выше подготовки начинались характерные межполовые взаимодействия (ухаживания). Основные особенности нерестового поведения самок и самцов ползунов известны, что позволяет надежно различать их как перед нерестом, так и во время него. Иначе говоря, репродуктивное поведение анабаса само по себе является гендерным признаком, и в этот период уже не составляло труда выбрать самку и двух взаимодействующих с ней самцов. Отобранную группу отсаживали из общего в такой же нерестовый аквариум, либо оставляли, а отсаживали всех остальных рыб. Первоначально предполагалось метить рыб, несмотря на упомянутые недостатки этого метода. Однако как собственные [17], так и литературные [16, 18] данные показали, что в этом нет необходимости, а все члены нерестовой группы легко визуализируются (см. результаты).

Статистическая обработка. Нормальность распределения данных проверяли критерием Шапиро-Уилка W . Поскольку в ряде случаев нормальность была нарушена, а объем выборки сравнительно невелик, были использованы методы непараметрической статистики: U -критерий Манна – Уитни и коэффициент ранговой корреляции R_s Спирмена.

Этическое замечание. Работы проводились в соответствии с Руководством по уходу и использованию лабораторных животных [40] и Руководством по обращению с животными в поведенческих исследованиях и обучении [41]. Размер выборки был минимизирован в соответствии с современными международными этическими требованиями, предъявляемыми к исследованиям на рыбах [42]. Этими же требованиями мы руководствовались при подборе минимально инвазивных методов работы.

Результаты

Размер тела самок составил 65–142 мм (среднее значение $M = 95$ мм), самцов – 68–124 мм ($M = 83$ мм). Половой диморфизм у анабаса не отмечен. Другие формы диморфизма также выражены слабо. В частности, в нашей выборке не было выявлено значимых межполовых различий по размеру тела ($U = 197$; $p = 0,067$).

Акклимация и подготовка к нересту в общем аквариуме занимала 4–7 нед. После изоляции группы в нерестовом аквариуме нерест происходил еще через 1–4 сут. Нерест предварили длительные (2–5 ч) ухаживания, начинавшиеся вечером, с 20:00 и позже. Сам нерест происходил после 22:00 (в 15 группах из 17 – после полуночи), продолжался 2–4 ч и заканчивался в 2:00–6:00. Во всех группах оба самца пытались ухаживать за самкой, однако ее ответное преднерестовое поведение всегда адресовалось только одному из них (далее самец 1). Другой самец (далее самец 2) в каждой группе отвергался самкой, агрессивно отгонялся ей и не участвовал в первых икротетаниях. Агонистические и конкурентные взаимодействия между самцами, первоначально выраженные, быстро затухали. После изгнания самец 2 обычно занимал одно из укрытий в стороне от места нереста и проводил там большую часть времени.

Продолжительность каждого спаривания составляла 5–10 с, перерывы между последовательными спариваниями – от 2 до 20 мин. В перерывах партнеры отдыхали. За ночь каждая самка отнерестилась от 10 до 22 раз, выметав 2–8 тыс. икринок. Повторные икротетания (начиная со 2-го) происходили уже без длительного ухаживания. В течение ночи как нерестовая, так и в целом двигательная активность самцов 1 снижалась, а перерывы между икротетаниями возрастали, так что ближе к утру они начинали избегать самок и прятаться в укрытия, как и самцы 2. Активность самок сохранялась дольше, в результате чего инициатива в ухаживаниях постепенно переходила к ним. Не получая ответной реакции от самцов 1, некоторые из самок переключали свое внимание на первоначально отвергнутых ими самцов 2. Благодаря этому в 6 из 17 групп самцы 2 приняли участие в нересте и, соответственно, 6 из 17 самок (35%) отнерестились с обоими самцами (1–3 спаривания из 16–22, 5–15%). Некоторые из самцов 2 могли также спариваться во второй половине ночи в периоды отдыха самцов 1.

Никаких значимых различий по размеру тела между нерестящимися и отвергнутыми самцами (самец 1 vs. Самец 2) не обнаружено ($U = 93$; $p = 0,079$). Предпочтения самками более крупных самцов также не выявлено. В 41% случаев самец 1 был мельче, чем самец 2. В 59% случаев самец 1 был также мельче, чем самка. Корреляции по размерам тела между самками и самцами 2 также не

наблюдалось ($R\rho = 0,04$; $p = 0,885$; рисунок). При этом, однако, была обнаружена положительная корреляция между размерами тела самки и самца 1 (рисунок), что свидетельствует о наличии размерной ассортативности спаривания во время первых икрометаний ($R\rho = 0,70$; $p = 0,002$).

Таким образом, в нашей работе была выявлена положительная размерная ассортативность при первоначальном выборе партнера по размножению самкой анабаса, а также показано, что брачная система этих рыб характеризуется пластичностью, характер которой обсуждается ниже.

Обсуждение

Длительное ухаживание и парный нерест позволяли предполагать, что образование пар у анабаса происходит неслучайным образом. В данной работе мы показали, что, действительно, для этих рыб характерна положительная размерная ассортативность спаривания. Заметим, что ассортативность не препятствует многократности спаривания. Сходная ситуация характерна, например, для гуппи *Poecilia reticulata* [43]. Было также показано, что нерест анабасов может быть как моногамным, так и (реже) полиандрическим. Ранее нами у этих же рыб была обнаружена полигиния [17]. Соответственно, систему спаривания ползунов можно

считать пластичной, предположительно варьирующей от моногамии до разных форм полигамии. Очевидно, что про моногамию в данном случае речь идет условно, как про устойчивую сексуальную связь, сохраняющуюся на протяжении одного нереста, который состоит из серии спариваний. Маловероятно, что пара сохраняется на протяжении всего сезона размножения и тем более дольше. С другой стороны, в некоторых случаях анабас нерестится лишь единожды за сезон и тогда можно говорить про моногамию уже безо всяких оговорок. Родительская забота также неизвестна у этих рыб [46], что в целом нетипично для моногамных видов [11]. Для выяснения того, какая из систем спаривания наиболее типична для ползуна, а также для выявления факторов влияния на нее необходимы исследования, в которых будет изучено размножение в больших группах и на протяжении хотя бы одного сезона.

Из приведенного выше описания нереста и нерестового поведения очевидно, что необходимости мечения рыб в наших условиях не было. Самка всегда отличалась от самца по поведению, а один из самцов почти все время был малоподвижен и находился в стороне от нерестящейся пары, на расстоянии в несколько десятков сантиметров. Непрерывное наблюдение за рыбами на протя-

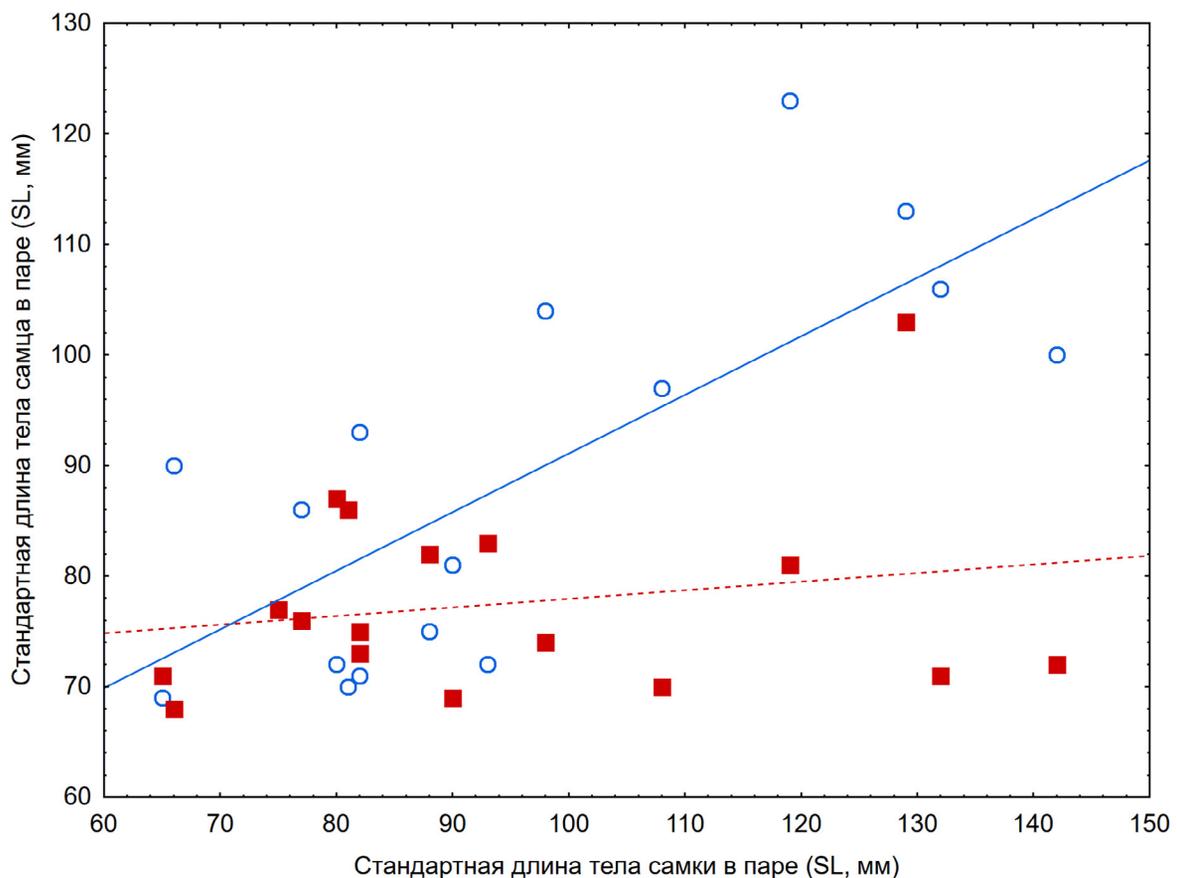


Рисунок. Соотношение стандартных длин тела (Standard Length – SL, мм) самок (ось абсцисс) и самцов (ось ординат) в парах. ○ – самец 1, ■ – самец 2.

жении всего нереста позволяло точно идентифицировать особей. Тем не менее, проблема индивидуального распознавания будет актуальна в ситуации, когда на нерест будет посажено большее количество рыб.

Подчеркнем, что именно использованный дизайн исследования позволил выявить у анабаса полиандрию. Если бы было применено обычное тестирование, мы не обнаружили бы, что самки могут менять партнеров, несмотря на первоначальные предпочтения. Со сходной ситуацией мы столкнулись при изучении африканских усачей *Labeobarbus* spp. Несмотря на выявленную нами в тесте избирательность потенциальных партнеров, то есть предпочтения [33], нерест этих рыб в природе может быть промискуитетным — очевидно, без какого бы то ни было выбора партнеров [44].

Естественный нерест ползунов имеет некоторые отличия от размножения этих рыб под воздействием гормональных препаратов, известного как по литературным [16, 18], так и по нашим данным [17]. Если индуцированный нерест может произойти в любое время суток, то естественное размножение приурочено к ночному периоду. Под воздействием гормональной стимуляции период ухаживания (а, следовательно, и время отбора партнера) укорачивается. Искусственный нерест происходит энергичнее, перерывы между спариваниями сокращаются. Стимулированный самец ведет себя более активно по отношению к самке и более агрессивен по отношению к субординантному самцу. Партнеры дольше сохраняют сексуальную активность, в результате чего число спариваний и порций икры, а также общее количество отложенной икры возрастают.

При индуцированном нересте также увеличивается асинхронность затухания репродуктивной активности, самки дольше сохраняют готов-

ность к нересту. По всей видимости, это обстоятельство является важным фактором, способствующим нересту первоначально отвергнутых самцов. В нашей работе лишь 35% самок отнерестились в конечном итоге не только с выбранным, но и с исходно отвергнутым самцом. При индуцированном нересте второстепенный самец практически всегда получает возможность принять участие в размножении. Таким образом, гормональная стимуляция не только меняет паттерн репродуктивного поведения анабаса, но и снижает эффект ассортативности спаривания.

Гормоны — один из основных механизмов регуляции поведения [45], в связи с чем не удивительно, что искусственная гормональная стимуляция нереста существенно влияет на репродуктивное поведение. Ранее мы уже отмечали, что некорректные подходы к изучению поведения анабаса могут приводить к появлению артефактов [34, 46]. Как представляется, гормональная стимуляция нереста относится к этой же категории методов, перспективных для рыбоводства, но неприемлемых в поведенческих исследованиях.

Работа выполнена в рамках программы Эколан Э-3.2, раздел «Размножение, репродуктивное и пищевое поведение лабиринтовых рыб (Anabantoidei)» Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Автор благодарит Динь Тхи Хай Йен и Во Тхи Ха (Приморское отделение Тропического центра) за многолетнее сотрудничество в исследованиях анабаса. Исследования проводили с соблюдением международных этических норм работы с животными [40–42] (подробнее см. раздел «Материалы и методы»). Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Edward D.A. The description of mate choice // *Behav. Ecol.* 2015. Vol. 26. N 2. P. 301–310.
2. Burley N. The meaning of assortative mating // *Ethol. Sociobiol.* 1983. Vol. 4. N 4. P. 191–203.
3. Jiang Y., Bolnick D.I., Kirkpatrick M. Assortative mating in animals // *Am. Nat.* 2013. Vol. 181. N 6. P. E125–E138.
4. Andersson M., Simmons L.W. Sexual selection and mate choice // *Trends Ecol. Evol.* 2006. Vol. 21. N 6. P. 296–302.
5. Shuker D.M., Kvarnemo C. The definition of sexual selection // *Behav. Ecol.* 2021. Vol. 32. N 5. P. 781–794.
6. Lindsay W.R., Andersson S., Bererhi B., et al. Endless forms of sexual selection // *PeerJ.* 2019. Vol. 7: e7988.
7. Janicke T., Marie-Orleach L., Aubier T.G., Perrier C., Morrow E.H. Assortative mating in animals and its role for speciation // *Am. Nat.* 2019. Vol. 194. N 6. P. 865–875.
8. Class B., Dingemanse N.J. A variance partitioning perspective of assortative mating: proximate mechanisms and evolutionary implications // *J. Evol. Biol.* 2022. Vol. 35. N 4. P. 483–490.
9. Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton Univ. Press, 600 pp.
10. López-Cortegano E., Carpena-Catoira C., Carvajal-Rodríguez A., Rolán-Alvarez E. Mate choice based on body size similarity in sexually dimorphic populations causes strong sexual selection // *Anim. Behav.* 2020. Vol. 160. P. 69–78.
11. Wootton R.J., Smith C. 2015. Reproductive biology of teleost fishes. Chichester: Wiley-Blackwell, 496 pp.
12. Borghezan E. de A., Pinto K. da S., Zuanon J., Pires T.H. da S. Someone like me: Size-assortative pairing and mating in an Amazonian fish, sailfin tetra *Crenuchus spilurus* // *PLOS ONE.* 2019. Vol. 14. N 9: e0222880.

13. Rueger T., Gardiner N.M., Jones G.P. Size matters: male and female mate choice leads to size-assortative pairing in a coral reef cardinalfish // *Behav. Ecol.* 2016. Vol. 27. N 6: arw082.
14. Auld H.L., Noakes D.L.G., Banks M.A. Advancing mate choice studies in salmonids // *Rev. Fish Biol. Fisher.* 2019. Vol. 29. N 2. P. 249–276.
15. Mookerjee H.K., Mazumdar S.R. On the life history, breeding and rearing of *Anabas testudineus* Bloch // *J. Dep. Sci. Calcut. Univ.* 1946. Vol. 2. P. 101–140.
16. Banerji S.R., Thakur N.K. Observations on the spawning behavior of *Anabas testudineus* (Bloch) // *Indian J. Anim. Sci.* 1981. Vol. 51. N 6. P. 651–654.
17. Zworykin D.D. Reproduction and spawning behavior of the climbing perch *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) in an aquarium // *J. Ichthyol.* 2012. Vol. 52. N 6. P. 379–388.
18. Behera S., Ahmed A.S., Kumar S., Gogoi R., Jomang O., Baksi S. Courtship behaviour and breeding success of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) in three different breeding sets with the application of a synthetic hormone (WOVA-FH) // *Int. J. Fish. Aquat. Stud.* 2016. Vol. 6. N 1. P. 1–6.
19. Bégout M. L., Kadri S., Huntingford F., Damsgård B. Tools for studying the behaviour of farmed fish // *Aquaculture and Behavior* / Eds. F. Huntingford, M. Jobling, and S. Kadri. Oxford: Wiley, 2012. P. 65–86.
20. Utne-Palm A.C., Smith A. Fish as laboratory animals // *The Welfare of Fish* / Eds. T. Kristiansen, A. Fernö, M. Pavlidis, and H. van de Vis. Cham: Springer, 2020. P. 375–400.
21. Pouca C.V., Brown C. Fish – how to ask them the right questions // *Field and laboratory methods in animal cognition: A comparative guide* / Eds. N. Bueno-Guerra and F. Amici. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2018. P. 199–221.
22. Paray B.A., Haniffa M.A., Manikandaraja D., Milton M.J. Breeding behavior and parental care of the induced bred striped murrel *Channa striatus* under captive conditions // *Turkish J. Fisher. Aquat. Sci.* 2013. Vol. 13. N 4. P. 707–711.
23. Marimuthu K., Haniffa M.A., Jesu Arockia Raj A., Muruganandam M. Spawning and parental behaviour in the induced bred murrels // *Indian J. Fisher.* 2001. Vol. 48. N 4. P. 409–411.
24. Parameswaran S., Murugesan V.K. Observations on the hypophysation of murrels (Ophicephalidae) // *Hydrobiologia.* 1976. Vol. 50. N 1. P. 81–87.
25. Гуржуй А. Перестая анабасы. Азиатский вездеход // *Аквариум.* 2010. № 5. С. 6–12.
26. Denaro M. Climbing gouramis (*Anabas* spp.) // *TFH Magazine.* 2012. N 6. P. 34–36.
27. Dougherty L.R., Shuker D.M. The effect of experimental design on the measurement of mate choice: a meta-analysis // *Behav. Ecol.* 2015. Vol. 26. N 2. P. 311–319.
28. Dougherty L.R. Designing mate choice experiments // *Biol. Rev.* 2020. Vol. 95. N 3. P. 759–781.
29. Taborsky B., Guyer L., Taborsky M. Size-assortative mating in the absence of mate choice // *Anim. Behav.* 2009. Vol. 77. N 2. P. 439–448.
30. Budaev S.V., Zworykin D.D., Mochek A.D. Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study // *Anim. Behav.* 1999. Vol. 58. N 1. P. 195–202.
31. Candolin U. Mate choice in a changing world // *Biol. Rev.* 2019. Vol. 94. N 4. P. 1246–1260.
32. Doutrelant C., McGregor P. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish // *Behaviour.* 2000. Vol. 137. N 12. P. 1655–1668.
33. Zworykin D.D., Budaev S.V., Darkov A.A., Dzerzhinskii K.F., Lyovin B.A., Mina M.V. Assessment of the role of chemoreception in the mate choice in barbs of the *Barbus intermedius* complex from Lake Tana, Ethiopia // *J. Ichthyol.* 2006. Vol. 46. N 8. P. 661–667.
34. Zworykin D.D. The behavior of climbing perch, *Anabas testudineus*, with novel food in individual and social conditions // *J. Ichthyol.* 2018. Vol. 58. N 2. P. 260–264.
35. Ruberto T., Clément R.J.G., Spinello C., Neri D., Macri S., Porfiri M. The tagging procedure of visible implant elastomers influences zebrafish individual and social behavior // *Zebrafish.* 2018. Vol. 15. N 5. P. 433–444.
36. Delcourt J., Ovidio M., Denoël M., Muller M., Pendeville H., Deneubourg J.-L., Poncin P. Individual identification and marking techniques for zebrafish // *Rev. Fish Biol. Fisher.* 2018. Vol. 28. N 4. P. 839–864.
37. Dzerzhinskiy K.F., Zworykin D.D., Budaev S.V. Early ontogeny of the climbing perch *Anabas testudineus* (Anabantidae) in relation to the buoyancy dynamics // *J. Ichthyol.* 2019. Vol. 59. N 5. P. 766–775.
38. Emmens C.W. Keeping and breeding aquarium fishes. N.Y.: Academic Press, 1953. 202 pp.
39. Кочетов С.М. Разведение аквариумных рыб. Москва: Вече, 2007. 208 с.
40. Guide for the care and use of laboratory animals, 8th edition. Washington, DC: The National Acad. Press, 2011. 246 pp.
41. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching // *Anim. Behav.* 2022. Vol. 183. N 1. P. I–XI.
42. Sloman K.A., Bouyoucos I.A., Brooks E.J., Sneddon L.U. Ethical considerations in fish research // *J. Fish Biol.* 2019. Vol. 94. N 4. P. 556–577.
43. Magurran A.E. Evolutionary ecology: The Trinidadian guppy. Oxford: Oxford Univ. Press, 2005. 206 pp.
44. Dzerzhinskii K.F., Shkil F.N., Abdissa B., Zelalem W., Mina M.V. Spawning of large *Barbus* (*Barbus intermedius* complex) in a small river of the Lake Tana basin (Ethiopia) and relationships of some putative species // *J. Ichthyol.* 2007. Vol. 47. N 8. P. 639–646.
45. Russart K.L.G., Nelson R.J. Hormones and behavior: basic concepts // *Encyclopedia of animal behavior.* Second edition. Vol. 1 / Ed. J.C. Choe. London: Academic Press, 2019. P. 51–60.
46. Zworykin D.D. Parental care in the climbing perch (*Anabas testudineus*): confusion or lost data? // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2020. Vol. 75. N 4. P. 237–241.

Поступила в редакцию 19.07.2022

После доработки 19.09.2022

Принята в печать 23.10.2022

RESEARCH ARTICLE

Mate choice and size-assortative mating in the climbing perch *Anabas testudineus* (Actinopteri: Anabantidae)

D.D. Zworykin 

*Laboratory of Lower Vertebrates Behaviour, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
33 Leninsky pr., Moscow, 119071, Russia
e-mail: d.zworykin@gmail.com*

Non-random mating plays a key role in speciation and impacts the individual life history. Body size is one of the most important traits by which the mate choice is carried out. Various patterns of body size preference are known in fish, but this component of reproductive strategy has been studied in a limited number of species. Although the climbing perch (*Anabas testudineus*) is widespread and well-known, few descriptions of its spawning have been published, only in captivity and in most cases artificially induced with hormonal agents. This paper describes the main features of natural spawning of the climbing perch in aquarium compared to induced spawning. A positive size-assortative mating has been revealed. The mating system of these fish has been shown to be flexible, presumably ranging from monogamy to polygamy. The results are discussed in the context of the general issue of the adequacy of fish behaviour research methods.

Keywords: *climbing perch, Anabas testudineus, mate choice, assortative mating, body size preferences, natural spawning*

Funding: The research was performed under the framework of the “Ecolan E-3.2” programme of the Vietnam-Russian Tropical Research and Technological Centre.

Сведения об авторе

Зворыкин Дмитрий Дмитриевич – канд. биол. наук., ст. науч. сотр. лаборатории поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН). Тел.: 8-495-952-40-17, e-mail: d.zworykin@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6198-3299>